Zur Morphologie des Hinterleibsendes der Ensiferen.

Von

KJELL ANDER.

1. Die morphologische Natur der Paraprocten.

Über die Natur der subanalen Valven oder Paraprocten bestehen mehrere geteilte Auffassungen. Peytoureau (1895) betrachtet sie als das zweigeteilte 11. Sternum, Chopard (1917) hegt dagegen die Auffassung, dass sie sowohl von dem 10. wie dem 11. Sternum herrühren. Den Beweis erblickt Chopard darin, dass bei einigen Tettigonioideen wie *Dolichopoda euxina* Sem., die Aussenseite der Paraprocten aus zwei winkelig zusammenstossenden, verschiedenfarbigen Flächen besteht; ein Paraproct hat somit etwa die Form einer dreiseitigen Pyramide. Ausserdem stützt Chopard seine Ansicht daran, dass das 10. Tergum bis an den unteren Teil des Paraprocts reicht. In Chopards Thesis (1920) wird nichts Neues hierüber mitgeteilt. Er beschreibt aber hier ein 10. Sternum bei den Gryllodeen und muss deshalb annehmen, dass bei ihnen die Paraprocten nur aus dem 11. Sternum gebildet seien. In den „Conclusions" (S. 285) sagt er, dass bei den Tettigoniiden (Tettigonioideen sensu Ander 1939) die obere äussere Fläche des Paraprocts dem 11. Sternum entspricht, die untere äussere dem 10., oft aber ist nur der Teil aus dem 11. Sternum vorhanden und ausnahmensweise auch ein rudimentäres freies Sternit (Rhaphidophorinae). Er meint also, dass der Aufbau der Paraprocten nicht in nur einer Weise stattgefunden hat.

Walker (1922) schliesst sich der Auffassung an, dass beide Sterna am Aufbau der Paraprocten teilnehmen und weist auf die 1923 erschienene Arbeit von Norma Ford hin. Sie glaubt durch ihre Untersuchungen über die Muskulatur beweisen zu haben, dass zwei Sterna miteinander verschmolzen sind und die Paraprocten aufbauen, doch nicht das 11. Sternum, sondern das 12. und das 10.

Crampton (1929, S. 456) meint, dass die Paraprocten ausschliesslich dem 10. Segment angehören und dass die Cerci die Anhänge dieses Segments sind. Diese Ansicht über die Herkunft der Cerci widerspricht allen embryologischen Befunden und ist immer abgelehnt worden. Besonders hat Snodgrass (1931, 1935) sich kräftig dagegen gewandt. Er

hegt die Auffassung, dass die Paraprocten „at least" demselben Segment wie das Epiproct angehören, und dies ist seines Erachtens das 11. Die Ansichten von Chopard und Ford weist er indessen nicht zurück.

Da der Muskulatur immer eine grosse vergleichend anatomische Bedeutung zugeschrieben wird, habe ich diese Frage einer sorgfältigen Prüfung unterzogen, um die zwischen den einzelnen Standpunkten bestehenden Differenzen aufzuklären. Das Resultat habe ich in aller Kürze früher (1939) schon vorgelegt. Chopards letzte Auffassung war, dass das 10. Sternum bei gewissen Tettigoniiden an der Paraproctenbildung teilnehme, bei anderen nicht, und dass es in letzterem Falle sogar als ein selbständiges Sternit ausgebildet sein könnte. Die Stütze für diese Ansicht dürften ihm die Verhältnisse bei *Dolichopoda* sein. Beim ♂ (l. c. S. 144) findet sich nämlich ventral der Paraprocten und am Platze des 10. Sternits ein bandförmiges, quergestelltes Sklerit, das kontinuierlich mit dem Tergit zusammenhängt, Abb. 1. Diese Bildung deutet er als das 10. Sternum und infolgedessen betrachtet er jetzt den Paraproct als nur vom 11. Sternum gebildet. Bei der anderen untersuchten Rhaphidophorine, *Diestrammena cryptopygia* Chop. sieht er in den Paraprocten beide Sterna repräsentiert. Nun war es ja gerade *Dolichopoda,* bei der Chopard zuerst (1917) seinen Beweis für die doppelte Natur des Paraprocts fand, und zwar beim ♀ (l. c. Fig. 3, 5). Die beiden obenerwähnten verschiedenfarbigen Flächen der Aussenwand des Paraprocts kommen indessen bei b e i d e n Geschlechtern vor[1]. Demnach müssten die Paraprocten sowohl beim Männchen wie beim Weibchen doppelten Ursprungs sein, oder aber diese Form des Paraprocts hat nichts mit dessen Herkunft zu tun. Eine dritte Möglichkeit, dass das 10. Sternum quergeteilt sei, erwähnt Chopard nicht.

Ford (1923) hat die Frage ernster angegriffen. Sie untersucht nicht nur die Muskulatur, sondern auch die ontogenetische Entwicklung bei zwei Arten, *Ceutophilus lapidicola* Burm. (*Rhaphidophoridae*) und *Gryllus assimilis* F. (Gryllidae). Bei ganz kleinen männlichen Larven von *C. lapidicola* beobachtete sie ein 10. Sternum, bei etwas grösseren Larven tritt gerade unter jedem Paraproct ein kleines schmales Querband auf, das sie als Sternit auffasst, und dieses soll bei der Imago mit dem Paraproct verschmolzen sein.

Beim adulten *Ceutophilus*-Männchen ist indessen der untere Rand des Paraprocts wulstförmig verdickt, dunkelbraun und hart sklerifiziert, welche Struktur indessen nur beim Männchen vorkommt, beim Weibchen ist der untere Rand einfach. Die Verstärkung des Unterrandes beim Männchen dürfte irgendwie bei der Kopulation von Bedeutung sein. Sie kommt indessen nicht bei allen *Ceutophilus*-Arten vor. Bei einer ausgewachsenen männlichen Larve von *C. brevipes* Scudd. fand ich keine Spur davon.

[1] Dieselbe Form der Paraprocten findet sich bei *Troglophilus, Rhaphidophora* und anderen Rhaphidophoriden.

Das Männchen von *C. carlbadensis* Caud. trägt am Unterrand des Paraprocts ein breites, hartes, braunes Band, beim Weibchen und ebenso bei der männlichen Larve im vorletzten Stadium konnte ich keine Spur eines solchen oder eines Sternits sehen.

Kleine weibliche Larven lagen mir nicht vor, da aber diese Randverdickung nur bei dem adulten Männchen einiger Arten vorkommt, kann man nicht erwarten, dass eine Verschmelzung der Sterna beim Weibchen begegnet, wenn man nicht annehmen will, dass die Paraprocten beim ♂ und ♀ verschieden aufgebaut sind, was äusserst unwahrscheinlich wäre.

Ich deute die Befunde Fords so: das 10. Sternum der ganz kleinen *lapidicola*-Larve verschwindet (vgl. Gryllidae unten), und das schmale Querband bei etwas älteren Larven ist der verdickte Unterrand des Paraprocts oder eine Verdickung der Zwischenhaut. Es kommt nur bei einigen *Ceutophilus* vor. Die Annahme, dass die Paraprocten bei verschiedenen Arten der Gattung und beim ♂ und ♀ verschiedenartig aufgebaut sind, muss ich ablehnen; eine solche Variabilität des Aufbaus eines alten Organs mutet wenig wahrscheinlich an.

Andere Rhaphidophoriden habe ich auch untersucht. Dem Männchen von *Hadenoecus subterraneus* und *putaneus* fehlt jede Pseudosternitbildung (Ander 1939), das 10. Tergum setzt sich jederseits ventral in einem sklerifizierten Band fort, so dass ein geschlossener Ring gebildet wird. Das Band grenzt an die Paraprocten, die hier geschlechtsdimorph ausgebildet sind, und ist median am schmälsten. Beim Weibchen ist das Band vorhanden, aber schwächer entwickelt. Die Ontogenie bei männlichen Larven zeigt, dass das Band sehr früh auftritt und schon bei 5–6 mm langen Larven (Körperlänge der Imago 15–20 mm) vorhanden ist. Die Paraprocten sind nicht pyramidenförmig, die äussere Fläche ist schwach gewölbt, nicht deutlich zweifarbig.

Die männliche Imago von *Dolichopoda araneiformis* besitzt ein Pseudosternit. Dieses besteht aus einer basalen Platte mit ausgezogenen Ecken, und zentral erhebt sich ein sehr kräftiger, harter Stachel (Chopard 1920). Ausserdem gibt es, wie Chopard hervorgehoben hat, eine ventrale, bandförmige Sklerifizierung, eine direkte Fortsetzung des 10. Tergum (Fig. 1). Dieses Band liegt vor und sehr nahe dem Pseudosternit, ist jedoch durch einen schmalen Streifen weicherer Haut deutlich von diesem getrennt. Das Pseudosternit scheint somit vom Bande abgegrenzt zu sein.

Eine Untersuchung von *Dolichopoda*-Larven ergab, dass ein vollständiges Band bei diesen nicht vorkommt (Fig. 2). Bei ein paar 11–12 mm langen männlichen Larven setzt sich das 10. Tergum ventralwärts an jeder Seite in einem spitz auslaufenden Teil fort; diese beiden Teile stiessen nicht aneinander. Cephal von dieser Bildung liegt die erste Anlage des Pseudosternits, die an die Anlagen der *Valvulae genitales super.* grenzt. Die Paraprocten beginnen schon die Pyramidenform an-

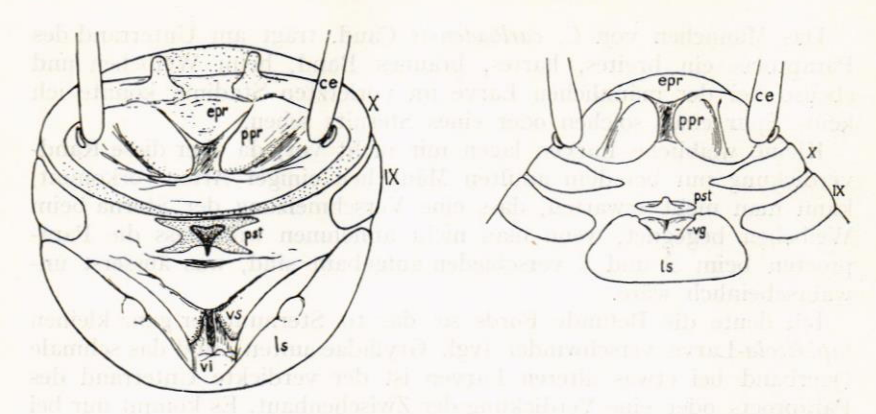


Fig. 1–2. *Dolichopoda araneiformis* ♂. 1. Imago. Die Organe der Hinterleibsspitze von hinten gesehen, halbschematisch. 2. Männliche Larve von 12 mm Körperlänge, Hinterleibsspitze von unten.
ce = cercus; epr = Epiproct; ls = Subgenitalplatte; ppr = Paraproct; pst = Pseudosternit; vg = Anlage der Genitalvalven; vi = valv. genitales infer.; vs = valv. genitales sup.; IX, X = das 9. bzw. 10. Tergum.

zunehmen; bei weiblichen Larven derselben Grösse sind die Verhältnisse identisch.

Bei kleinen Larven von *Tachycines* und *Rhaphidophora* war das Band nicht vorhanden, auch keine anderen Sklerifizierungen.

Meine Prüfung ergab somit, dass bei den *Rhaphidophoriden* keine sternitähnliche Strukturen im 10. Segment und somit auch keine Verschmelzungen mit den Paraprocten vorkommen. Das von Ford beschriebene Verhältnis bei *Ceutophilus lapidicola* ist also ein Spezialfall, der nicht verallgemeinert werden kann.

Auch bei *Gryllus assimilis* soll Ford gefunden haben, dass die Paraprocten während der Ontogenese einen Teil vom 10. Sternum in sich aufnehmen. Ich habe Untersuchungen an *Gryllotalpa gryllotalpa* L., *Oecanthus pellucens* Scop., *Gryllus domesticus* L. und *Gymnogryllus elegans* Guèr. vorgenommen.

Bei neuausgeschlüpften *Gryllotalpa*-Exx. gibt es kein 10. Sternum, das 9. reicht weit nach hinten. Dasselbe gilt für die nächstfolgenden Stadien. Auch bei 3–4 mm langen *Oecanthus*-Larven, vermutlich 1. oder 2. Stadium, fehlt das 10. Sternit. Das 10. Tergum ist ventralwärts ausgezogen und grenzt an die Paraprocten; zwischen deren Basen gibt es einen dreieckigen Lobus und vor diesem eine sehr kleine Fläche, die dem 10. Segment angehört, jedoch von dem breiten, hinten bogenförmig erweiterten 9. Sternit überdeckt wird. *Gryllus* und *Gymnogryllus* verhalten sich etwa in derselben Weise; bei grösseren Larven tritt vor den Paraprocten median ein Pigmentfleck auf, das Gegenstück des

kleinen Sklerits bei der Imago, das von Chopard und Snodgrass als ein 10. Sternum gedeutet worden ist. Bei keiner von diesen Grillen konnte beobachtet werden, dass während der Postembryonalentwicklung die Paraprocten durch eine Aufnahme anderer Sklerite vergrössert wurden.

Die Untersuchung von Larven der frühesten Stadien von *Decticus verrucivorus* L., *Tettigonia viridissima* L. und *Leptophyes punctatissima* Bosc., die drei verschiedene Subfamilien der Fam. Tettigoniidae repräsentieren, ergab, dass auch bei ihnen kein 10. Sternum, das sich teilt und Verbindungen mit den Paraprocten eingeht, vorkommt.

Weder die Morphologie der Sklerite noch ihre postembryonale Entwicklung können also Beweise für die von einigen Autoren vertretene Auffassung liefern, dass die Paraprocten auch einen Teil des 10. Sternum umfassen.

Ford meint auch in der Muskulatur Beweise für ihre Auffassung gefunden zu haben. Nach dem vorderen unteren Rand des Paraprocts ziehen zwei Muskeln, die laut ihrer Homologisierung eine gute Stütze für ihre Auffassung bilden.

Einige Worte über die ventrale Muskulatur des Abdomens im allgemeinen sind hier einzuschieben. Vom vorderen Teil des Sternum, sei es das Eusternit selbst wie bei den Grillen, oder ein lateral in der weichen Seitenhaut gelegenes Laterosternit, wie bei den sonstigen Ensiferen, ziehen nach dem Vorderrand des dahinten liegenden Eusternits bzw. Laterosternits, ein lateraler, etwas tieferer (innerer) und ein medianer, oberflächlicher Muskel, *m. sternalis internus*, bzw. *m. sternal. externus* (Fords Nomenklatur latinisiert, Ander 1939, S. 74). Der letztere ist bei vielen Formen zweigeteilt in *m. sternal. ext. medianus* und *lateralis* und gehört immer dem Eusternit. Vom Tergum ziehen nach dem Sternum tergosternale Muskeln. Gewöhnlich kann man drei solche finden, nämlich, von vorn nach hinten: *m. tergosternalis primus* oder *anterior, secundus* und *tertius*. Näheres hierüber bei Ford 1923 und Ander 1939. Der letztgennante Muskel inseriert bei mehreren Formen ganz oder teilweise, an der Pleuralhaut bzw. Laterosternit, um sich von dort nach dem Eusternit fortzusetzen.

Der *M. sternal. int. 9* (also des 9. Segments) soll also normal am 10. Sternum ansetzen, d. h. laut Fords Ansicht an dem mit dem Paraproct verschmolzenen hinteren Sternumteil. Es gibt nun einen 9. Intersternalmuskel, der tatsächlich am Paraproct ansetzt. Ford hat indessen nicht gezeigt, dass dieser Muskel bei den gesehenen, juvenilen *Gryllus*- und *Ceutophilus*-Larven wirklich an dem behaupteten freien 10. Sternum oder dessen behauptetem, hinterem, abgetrenntem Teil ansetzt. Sie hat nur konstatiert, wie es bei den Imagines ist. Eine solche Untersuchung ist dagegen von mir vorgenommen worden. Bei allen untersuchten Larven von Rhaphidophoriden, Grylloideen und Tettigoniiden verläuft dieser sternale Muskel direkt zum Paraproct ohne Zwischenansatz an etwaigen dazwischenliegenden bandförmigen Skleriten oder Sterni-

tenrudimenten. Bei der neuausgeschlüpften *Gryllotalpa*-Larve sah ich den Muskel besonders deutlich. Er verhält sich gerade wie bei der Imago (La Greca 1938). Wie erwähnt findet sich bei *Hadenoecus* und *Dolichopoda* eine ventrale, bandförmige Fortsetzung des Tergum. Diese Bildung betrachtete Chopard bei *Dolichopoda* als ein 10. Sternum. Ich fand bei dieser, dass der fragliche Sternalmuskel k e i n e B e z i e h u n g e n z u d i e s e m S k l e r i t b e s i t z t und lateral vom Pseudosternit verläuft.

Beim Männchen von *Pristoceutophilus celatus* Scudd. und *Ceutophilus* ist der Sternalmuskel sehr grob und in zwei Portionen aufgeteilt, eine dünnere, untere, die am Paraproctalrand ansetzt, und eine obere, dikkere, die an dem schmalen Hautstreifen zwischen Paraprocts und Pseudosternit, teilweise sogar an dem äussersten (oberen hinteren) Rand desselben ansetzt. Diese Portion, die hier beinahe den Charakter eines selbständigen Muskels hat, passiert über das Vas deferens und ist von Ford in Fig. 33 (*Ceutophilus*) und 37 (*Conocephalus*) „mos", genannt, d. h. „median outer sternal muscle" (*m. stern. ext. med.*) bezeichnet. Dies ist indessen eindeutig unrichtig, wie aus meinen Sezierungen hervorgegangen ist. Das Vas deferens passiert unter einem Muskel; dieser ist ein i n n e r e r sternaler Muskel, der äussere liegt viel oberflächlicher. Unten wird dies ausführlich diskutiert werden, vgl. ausserdem Ander 1939. Da der Muskel bei den Larven nicht an dem Bildungsplatz des Pseudosternits, sondern nur am Paraproct ansetzt, ist der obenerwähnte Ansatz am Pseudosternit bei der Imago als sekundär anzusehen.

Bei den Tettigoniiden ist *m. stern. int.* einfach. Bei den Grillen besteht er aus 2–3 Portionen. *Gryllotalpa* zeigt den einfachsten Zustand; es kommt hier eine breitere mediane und eine dünnere laterale Portion vor. Nur die letztere fand Ford bei *Gryllus assimilis*; bei *Liogryllus campestris* L. fand ich nur die mediane, die sehr schmal und dünn ist. Bei *Nemobius fasciatus* De Geer sind die Verhältnisse denen bei *Gryllotalpa* ähnlich (Ford l. c.). Wie oben erwähnt passiert Vas deferens unter dem soeben behandelten Muskel. Diese Lagebeziehung ist, soweit mir bekannt, nur von Ford beobachtet worden, und zwar bloss bei *Gryllotalpa*. Sie kommt indessen bei allen Ensiferen vor (Ander 1939).

Bei der Thysanure *Petrobius balticus* Stach (*brevistylus* Carp.) verhält es sich laut meinen Befunden folgendermassen: der Endteil des Vas def. läuft im 10. Segment medianwärts und passiert hierbei unter ein paar Muskeln; einer von diesen ist der *m. stern. intern 10*; ein *m. stern. extern. 10* kommt auch vor, liegt aber unter dem Vas (also oberflächlicher). Die Geschlechtsöffnung befindet sich zwischen dem 9. und dem 10. Sternum.

Bei den Ensiferen ist, wie schon oben gesagt, der Muskel, unter welchem das Vas def. nach dem unpaaren Ductus zieht, *m. stern. int. 9*. Die Geschlechtsöffnung liegt zwischen den Sterna 9 und 10. Sowohl

embryologische wie komparativ anatomische Befunde sprechen dafür, dass der Gonoporus sich primär zwischen dem 10. und 11. Sternum öffnete (Ander 1939, Snodgrass 1935, Qadri 1940). Dadurch, dass das Vas def. unter einem Intersternalmuskel passiert, wird es an dieses Segment gefesselt und kann nicht von dort verschoben werden, wenn nicht Veränderungen in dem Muskel eintreten, und diese können zweierlei Art sein; der Muskel kann ganz verschwinden, oder er verwächst mit dem inneren intersternalis des 8. oder 10. Segments bei gleichzeitiger Aufgabe seines Ansatzes am 9. bzw. 10. Sternum. Bei den Hemipteren und Endopterygoten ist der Muskel verschwunden.

Das Verhältnis bei *Petrobius* kann mit gutem Grunde als der primitivste Zustand angesehen werden, und infolgedessen muss es bei den Ensiferen sekundär sein. Das Vas def. verläuft bei allen untersuchten Formen (vgl. Ander 1939) unter demjenigen inneren Intersternalmuskel, der vom Vorderrand des 9. Sternums ausgeht und am Paraproct ansetzt. Diesen Muskel betrachtet Ford als *m. stern. intern. 9*. Wäre der Muskel nur dem 9. Segment angehörig, könnte er nicht über das Vas passieren, denn die Kreuzung erfolgt ja bei den Thysanuren im 10. Segment. Hat der Muskel dagegen den *m. stern. extern.* des 10. Segments in sich aufgenommen, so wird dies möglich. Ich habe deshalb den Muskel *m. stern. int. 9+10* genannt und nehme somit an, dass der Ansatz am 10. Sternum aufgehört hat. Diese Annahme gibt eine Erklärung dessen, dass das Vas def. bei den Ensiferen unter dem vom 9. Sternum nach hinten ziehenden Intersternalmuskel passiert. Eine andere Stütze für eine solche Deutung des Muskels wird unten herangezogen.

Der zweite Muskel, den Ford zur Stütze ihrer Ansicht hervorzieht, ist ein tergosternaler. Er zieht lateral vom vorderen Rand des 10. Tergum, der hier gewöhnlich m. o. w. phragmaartig ausgebildet ist, und setzt am Paraproct lateral von dem soeben diskutierten Sternalmuskel oder nahe demselben an. Ford fasst ihn als einen hinteren *m. tergostern. 10* auf. Er ist bei den verschiedenen Gattungen verschiedenartig ausgebildet.

Bei *Gryllotalpa, Gryllus assimilis* und *Neoconocephalus ensiger* ist er ungeteilt und setzt nur am Paraproct an; bei *Ceut. lapidicola* und *Conoc. fasciatus* ist er beim Weibchen ungeteilt, beim Männchen dreigeteilt. Die vordere Portion (beim Männchen), *m. tergostern. ant.*, setzt an einer Apophyse der Geschlechtsteile an. Die zweite, *m. tergostern. secund.*, befestigt sich bei *Ceutophilus* am Pseudosternit; diese Portion ist bei *Conocephalus* dreigeteilt, alles laut Ford l. c.

M. tergostern. ant. und *secund.* habe ich bei *Pristoceutophilus celatus, Hadenoecus putaneus* (sind bei diesen beiden ein Muskel), *Decticus, Platycleis bicolor* Phil., *Tettigonia, Neoconocephalus* sp. indet. und *Conocephalus dorsalis* Latr. gefunden.

Bei allen untersuchten Arten ausser *Nemobius* (laut Ford) gibt es

auch einen nach dem Paraproct ziehenden Muskel, nämlich der hinterste Teil dieses Tergosternalmuskels, wenn er geteilt ist.

Bei *Conocephalus* hat Ford die Verhältnisse unrichtig gedeutet; der zweite tergosternale Muskel wird so beschrieben: „origin lateral on tergum 10, insertion on pseudosternite by three heads, (1) lateral margin, (2) postero-lateral, (3) antero-medial (Fig. 37, stg 10)“. Laut meinen Untersuchungen an *Conocephalus dorsalis* inseriert die erste Portion an den *Valvulae genitales superiores* (von Ford Pseudosternit genannt, vgl. hierüber Ander 1939, S. 216), der zweite ist ein echter Cercalmuskel, *m. abductor cerci* (Fords Nomenklatur latinisiert), und der dritte befestigt sich am Paraproct und kann sicher mit dem tergosternalen Muskel der Grillen homologisiert werden. Nur dieser ist also hier zu beurteilen.

Bei älteren männlichen Larven von *Tettigonia* und *Platycleis* entspringen am Phragma des 10. Tergum zwei getrennte Muskeln. Der eine zieht schräg nach vorn und setzt an der weichen Haut über und hinter der Geschlechtsöffnung an. Aus diesem Muskel bilden sich bei der Imago die Muskeln, die Ford „primary and secondary tergosternal 10“ nennt; sie sind also diejenigen die an der Apophyse und den Valv. genit. (einschl. des Titillators) ansetzten. Der andere Muskel zieht schräg nach hinten zu dem Paraproct, bei der Imago wie bei der Larve. Beim Weibchen kommt nur der Paraproctmuskel vor (Fords und eigene Untersuchungen). Nur bei einem Weibchen von *Ceut. brevipes* Scudd. fand ich einen tergosternalen Muskel, der an einer Querfalte in der weichen Haut zwischen dem Paraproct und dem Ovipositor ansetzte.

Ford nimmt, wie schon gesagt, eine Teilung des 10. Sternum an, wobei der hintere Teil den Paraprocten einverleibt, der vordere beim Männchen zum Pseudosternit werden sollte. Sie deutet den soeben behandelten tergosternalen Paraproctmuskel als zum 10. Segment angehörig, weil er vom Tergum 10 ausgeht und an dem vorderen Paraproctteil ansetzt. Nun habe ich oben gezeigt, dass dieser Teil des Paraprocts nicht vom Segment 10 stammt. Dieser tergale Ursprung des Muskels braucht andererseits nicht zu beweisen, dass die Ansatzstelle auch dem zehnten Segment angehört, denn cercale Muskeln gehen ja auch vom 10. Tergum aus. An dem genannten Phragma entspringt *m. abductor cerci,* der an einem sehr kleinen Muskelansatzsklerit, ventral des Cercus inseriert. Am Tergitenrand dorsal des Phragmas entspringt *m. elevator cerci,* der an dem dorsalen Basisklerit ansetzt. Der Cercus gehört ja laut embryologischen Befunden dem 11. Segment an, und seine Basalsklerite werden als Reste des Coxits aufgefasst (Snodgrass u. a.).

Die Cercalmuskeln sind schwierig zu homologisieren. Ford betrachtet sie ohne nähere Spezifizierung als intersegmental. Die Muskeln eines Extremitätenrudiments, wie bei den Proturen, gehören dem Segment

der Extremität an, ebenso bei den Thysanuren die Gonapophysenmuskeln (Snodgrass 1935). Im Hinterleibsende müssen wir jedoch mit Verschiebungen und anderen Veränderungen rechnen. Die cercale Muskulatur der Thysanuren und der niedrigen Pterygoten ist sehr wenig untersucht und das, was bekannt ist, gibt keine Anhaltspunkte. Nach der Lage der Cercalmuskeln bei den Ensiferen wäre ihre Deutung als dem 11. Segment ganz zugehörig nicht unmöglich. Dasselbe gilt für den fraglichen Paraproctmuskel, wobei jedoch angenommen werden müsste, dass das 10. Tergum seine eigenen Muskeln gänzlich eingebüsst hätte. Indessen werden diese Muskeln von einem Nerv, der dem 10. primären Ganglion entspringt, innerviert (siehe unten). Die Muskeln sind also intersegmental (Ursprung an dem 10. Tergum, Ansatz am Cercus), der Paraproctmuskel ausserdem sicher tergosternal, vom Tergum 10 bis zum Sternum 11 ziehend.

Aus dem soeben Gesagten geht hervor, dass der Verlauf dieses Paraproctmuskels keine Stütze für die Fordsche Annahme bietet, das 10. Sternum nehme an der Bildung des Paraprocts teil.

Um weitere Gründe zu finden, habe ich den Verlauf der Nerven untersucht. Seziert wurden vor allem *Decticus*, *Tettigonia*, *Hemideina megacephala*, *Gryllotalpa* und *Liogryllus*. Es liegt schon eine Beschreibung der Nerven dieses Körperabschnittes bei *Gryllotalpa* (Peytoureau 1895) vor, dessen Schilderung ich in den Hauptsachen verifiziert habe.

Von jedem primären Ganglion gehen jederseits zwei Nerven aus, der eine passiert über den *m. stern. intern.* zum Tergum und versorgt die tergalen und tergosternalen Muskeln, auch den *m. stern. int.*, der andere ist etwas dünner und passiert unter dem *m. stern. int.*, verläuft somit oberflächlicher, zieht dann auch zum Tergum. Ausserdem kommen sehr dünne Nerven vor. Das letzte Ganglion ist bei den Ensiferen aus den 8–11 oder bei den Grillen aus den 7–11 primären Ganglien zusammengesetzt (Ander 1939). Von diesem ziehen nach dem 7. und 8. Segment Nerven wie oben geschildert, nach dem 9. Segment ebenso, doch haben sie zuweilen eine gemeinsame Basis. An der hinteren Ecke des Ganglions entspringen folgende Nerven, an der Basis äusserlich in verschiedener Weise miteinander verwachsen (Fig. 3). 1) Ein dünner Nerv, der sowohl unter dem intersternalen Muskel, den ich *m. stern. int. 9+10* nenne, als dem Vas deferens passiert. Er geht zum 10. Tergum und innerviert die Cercalmuskeln und den tergosternalen Paraproctmuskel. Bei *Gryllotalpa* fand ich, dass der Nerv auch zum *m. stern. int. 9+10* geht, dessen vorderer Teil hier auch von dem 9. primären Ganglion versorgt wird; bei den übrigen Arten konnten die Verhältnisse nicht klargelegt werden. 2) Ein grober Nerv, der sowohl über den *m. stern. int. 9+10* als das Vas deferens zu dem Cercus und in diesen hinein zieht; er entsendet auch einen Ast an den Paraproct. 3) An der Basis dieses Nerves und etwas unter ihm tritt ein dünnerer Nerv heraus; er biegt medianwärts und vereinigt sich mit dem-

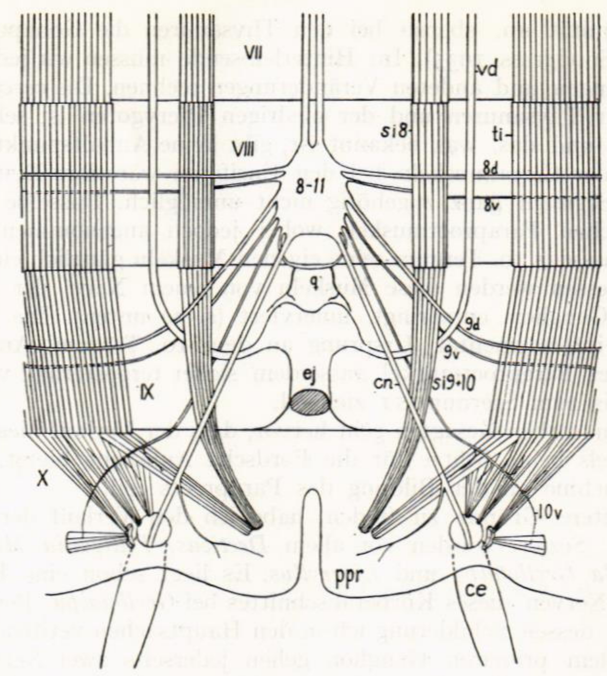


Fig. 3. Schema über die Lagebeziehungen zwischen den Nerven, gewissen Muskeln und dem Vas deferens im Hinterleibsende der Ensiferen, Ansicht von oben.

cn: nervus cercalis; ej: ductus ejaculatorius; q: Quernerv; si: m. sternalis internus; ti: m. tergalis internus; vd: Vas deferens; 8–11: das letzte Ganglion, von den 8.–11. primären Ganglien gebildet; VII, VIII, IX, X: 7. etz. Segment; 8d, 8v, 9d, 9v, 10v: dorsaler bzw. ventraler Nerv des 8., 9. und 10. primären Ganglions. Sonstige Bezeichnungen wie Fig. 1–2. Vgl. im übrigen den Text.

selben der anderen Seite, wodurch eine Querkonnektive gebildet wird. Soviel ich gefunden habe, ist diese früher nur beim *Gryllotalpa*-Weibchen (Peytoureau 1895) observiert, wo sie besonders grob (gangliös?) ist. Von hier gehen vor allem Nerven nach den Genitalien; nähere Untersuchungen sind nicht vorgenommen.

Die Lagebeziehungen zwischen diesen Nerven, den Muskeln und dem Vas deferens sind komparativ anatomisch sehr wichtig. Das Vas deferens biegt, wie oben gesagt, embryonal im Segment 10 medianwärts, um an dessen Hinterrand zu enden. Es passiert über alle Nerven vor dem 11. Segment, also auch die des 10. Der erwähnte Nerv 1 muss somit seiner Lage wegen dem 10. Segment angehören; wie oben gesagt zieht er auch nach dem 10. Tergum. Da er auch unter dem fraglichen Intersternalmuskel passiert, muss dieser auch einen ***m. stern. int. 10*** in sich einschliessen (Fig. 3). Der Muskel muss somit vom Vorderrand des 9. Sternum bis zum Vorderrand des 11. ziehen. Der Ansatz

am 10. Sternum ist verschwunden (weil es obliteriert ist?). Mehrere Gründe sprechen also dafür, dass der Muskel ein *m. stern. int. 9 + 10* ist. Dadurch wird es indessen auch unmöglich, dass im vorderen unteren Teil des Paraprocts das 10. Sternum ganz oder teilweise enthalten ist.

Sämtliche Gründe, die Chopard und Ford für die Ansicht herangezogen haben, dass das 10. Sternum an der Bildung des Paraprocts bei den Ensiferen teilnehme, sind hier sorgfältig geprüft und widerlegt worden. In der Ontogenese der Sklerite, in der Muskulatur, den Nerven sowie ihren Lagebeziehungen zu einander wie zum Vas deferens sind schwerwiegende Argumente gegen die Ansicht zu finden, dass an der Bildung der Paraprocten das 10. Sternum ganz oder teilweise teilnehme.

Cramptons Versuch (1929, S. 456) zu beweisen, dass die Paraprocten gänzlich dem 10. Segment angehörten, wird gleichzeitig als unrichtig erwiesen.

Zuletzt ist es am Platze, auch die Verhältnisse bei den sonstigen Orthopteren in die Diskussion einzubeziehen. Peytoureau (1895) meint, dass bei den Blattoideen die Paraprocten sowohl vom Tergum als dem Sternum des 11. Segmentes gebildet würden. Die obere und die untere freie Fläche des Paraprocts bilden hier einen scharfen Winkel miteinander. Chopard (1920) meint, dass sowohl bei den Blattoideen als bei den Mantoideen und Acridoideen das 10. und 11. Sternum an der Bildung des Paraprocts teilnehmen. Seine Gründe hierfür sind nur, dass die Flächen winkelig aneinander stossen; die Ontogenese und die Muskulatur sind nicht untersucht worden. Unser Beispiel *Dolichopoda* oben zeigt, dass die Form des Paraprocts gar nicht als Zeichen einer doppelten Herkunft gelten kann. Bei den Phasmodeen soll ein freies 10. Sternum vorkommen, die Paraprocten sind somit immer als vom 11. Sternum gebildet angesehen. Diese Insekten scheiden deshalb aus der Diskussion aus.

Als Beispiel der Acridoidea habe ich Männchen von *Mecostethus grossus* L. seziert. Die Lagerelationen des Vas deferens und der betreffenden Nerven stimmen mit denselben bei den Ensiferen überein, der intersternale Muskel ist vorhanden, unter ihm ziehen der 10. Nerv und das Vas deferens, er ist somit ein *m. stern. int. 9 + 10*. Das 10. Sternum ist also im Paraproct nicht enthalten. Bei *Grylloblatta* (Grylloblattoidea) sind die Verhältnisse, soweit ich nach Walker (1943) urteilen kann, ähnlich.

Bei den Blattoideen und den Mantoideen sind dagegen die Verhältnisse anders. Untersucht sind Männchen von *Blatta orientalis* L. und *Mantis religiosa* L. Das Vas deferens passiert unter dem n. cercalis und über den Nerv, der zum Tergum 10 mit den Cercalmuskeln zieht. Der intersternale Muskel f e h l t bei den beiden untersuchten Formen. Es kann also hier ein entsprechender Beweis für die Natur der Para-

procten nicht gefunden werden. Die sonstigen Verhältnisse, z. B. die Innervation der Cercalmuskeln vom 10. Nerv, sprechen jedoch m. E. dafür, dass die Paraprocten nur vom 11. Sternum gebildet sind; es fällt indessen ausserhalb des Rahmens dieser Untersuchung, der Frage bei diesen Insekten im Einzelnen nachzugehen.

Schrifttum.

Ander, K. 1939. Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera. Opusc. Ent. Lund, Suppl. 2.

Chopard, L. 1917. Notes préliminaires sur la conformation de l'extremité abdominale des Orthoptères. Arch. zool. exper. T. 56. Paris.

—— Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères. Insecta T. 10–12, Rennes.

Crampton, G. C. 1929. The terminal abdominal structures of the female insects compared throughout the orders from the standpoint of phylogeny. Journ. New York Ent. Soc. 37.

Ford, N. 1923. A comparative study of the abdominal musculature of Orthopteroid insects. Trans. Canad. Inst. vol. 14. Toronto.

La Greca, M. 1938. La muscolatura di Gryllotalpa gryllotalpa L. Arch. zool. Ital.

Peytoureau, S. A. 1895. Contributions à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des insects. Thèses. Bordeaux.

Qadri, M. A. H. 1940. On the development of the genitalia and their ducts of Orthopteroid insects. Trans. R. Ent. Soc. London 90.

Snodgrass, R. 1931, 1933. Morphology of the insect abdomen. P. I–II. Smiths. misc. coll. Vol. 85, 89. Washington.

—— 1935. Principles of insect morphology. New York.

Walker, E. M. 1919, 1922. The abdominal structures of the Orthopteroid insects. I–II. Ann. Ent. Soc. America. Vol. 12, 15. Columbus.

—— 1943. On the anatomy of Grylloblatta campodeiformis. 4. Ibid. 36.